N° 23. **F. Krapp,** Freiburg. — Beobachtungen an Kaumuskulatur und Schädel von *Spalax leucodon* (Nordmann, 1840) *(Rodentia, Mammalia)*.

Zoologisch-vergleichend-anatomisches Institut der Universität Freiburg.

Die Gattung *Spalax* ist zirkumpontisch verbreitet. Man findet ihre Vertreter von der Grossen Ungarischen Tiefebene und Südpolen im W durch das ganze russische Schwarzerdegebiet, nach S über Kleinasien und Syrien bis nach Israel. Die einzigen Fundpunkte ausserhalb dieses mehr oder weniger geschlossenen Rahmens liegen in Libyen (Anderson, Duchamp, u.a.). Ellerman und Morrison-Scott unterscheiden drei Arten, sämtlich hochspezialisierte, unterirdisch lebende Grabtiere, deren Augen vollständig unter der Hautoberfläche liegen. Unter den Säugetieren gibt es nur in drei Familien völlig blinde Vertreter, Formen deren Lidspalte völlig verwachsen ist: die *Notoryctidae* unter den Marsupialia, die *Chrysochloridae* unter den Insectivora und die *Spalacidae* unter den Rodentia. Die ersten zwei Formen, die konvergent eine ganze Reihe von besonderen Merkmalen, wie zum Graben mit riesigen Klauen versehene Vorderbeine, ähnliche Haartextur mit Seidenglanz und die ähnliche Ausbildung der Kopfform mit einem verhornten Nasenspiegel entwickelt haben, werden hier nicht weiter behandelt, es sei nur noch angeführt, dass beide mehr oder weniger carnivor und Bewohner lockerer Böden, meist Sand, sind.

Spalax ist das einzige Säugetier, das vorwiegend mit der Kopfplatte gräbt. Der eigenartige Kopf mit seiner scharfen Borstenkante, die beim Graben die Kante der Schaufel bildet, liess die Untersuchung des Kopfes und seiner Muskulatur am interessantesten erscheinen. Zwar wird schon in der ältesten Arbeit, die sich mit der Anatomie dieses Tieres befasst (Duchamp 1878), die eigenartige Form der Kaumuskeln erwähnt. Auch Tullberg gab in seiner Monographie der Nagetiere einige Abbildungen der Kaumuskeln. Bodnár gab eine kurze Beschreibung der Schädelknochen, Méhely schliesslich gab im Zusammenhang mit seiner Studie über Systematik und Evolution der Gattung *Spalax* auch eine,

allerdings unbefriedigende Behandlung der Kaumuskulatur. Trotzdem schien eine Neubearbeitung gerechtfertigt, da alle bisherigen Untersuchungen die funktionelle Gestalt des Schädels, die Unterteilung in Portionen nach modernen Gesichtspunkten (s. Edgeworth o. Fiedler), die sehnige Versorgung der Muskeln und die Innervation zum Teil ungenügend, zum Teil überhaupt nicht berücksichtigen. Bevor auf eigene Untersuchungen eingegangen wird, sei kurz auf eine Arbeit von Gambarjan (1953) verwiesen. Sie beschäftigt sich mit der Umbildung der Vorderextremität zur aktiven Stütze und vergleicht *Spalax* mit *Myospalax myospalax*, *Ellobius lutescens* und *Rattus*. Wichtig sind seine Ergebnisse aus funktionellen Überlegungen. Damit der Kopf als Grabwerkzeug eingesetzt werden kann, braucht er ein entsprechend festes Widerlager, das er in den Vorderextremitäten findet. Die freie Vordergliedmasse als Ganzes ist verkürzt und verstärkt, die Muskeln der Hand werden zum Grossteil sehnig umgebildet. Die Knochen des Unterarms sind zwar nicht verschmolzen, ihre Gelenkflächen miteinander passen aber so genau zusammen, dass Elle und Speiche nicht gegeneinander bewegt werden können. Das Olecranon ulnae ist allein halb so lang wie der Körper der Elle selbst, da hieran der M. triceps brachii, der stärkste Körpermuskel von *Spalax*, ansetzt. Der Oberarmknochen ist durch Muskelansätze stark kantig, sein Gelenk mit der Scapula unter Vermittlung des Schlüsselbeins fast ein Scharniergelenk. Das Schulterblatt ist langgestreckt und schlank, ähnlich wie bei den grossen Huftieren, die ihre massigen Körper ebenfalls, meist sogar im Sprung, mit der Vorderextremität abstützen müssen. Der Bau aller Gelenke zeigt einen derart geringen Freiheitsgrad, dass nur Bewegungen in der Sagittalebene stattfinden können.

Wenn man den abgehäuteten und bis auf die Kaumuskulatur freipräparierten Kopf von *Spalax* betrachtet, so erkennt man sofort zwei im Vergleich mit anderen Nagern sehr ins Auge fallende Züge: Erstens ist der M. temporalis weit stärker als alle anderen Kaumuskeln, was bei Nagetieren zu den Ausnahmen zählt. Der zweite auffällige Zug ist die Schrägheit der Hinterhauptsfläche. Beide Merkmale sind funktionell miteinander korreliert. Die Muskulatur der Hinterhauptsfläche gewinnt durch die Vorneigung eine bedeutend vergrösserte Ansatzfläche. Der Körper von *Spalax* wird beim Graben vor allem durch die Muskulatur der Vorderextremität (Gambarjan) gegen den Boden versteift. Der Kopf wiederum ist

durch die Muskulatur, die vom Körper zum Hals und Kopf, sowie vom Hals zum Kopf, besonders zum Hinterhaupt, zieht, am Körper befestigt. Die Kontraktion der am Planum nuchale ansetzenden Muskeln wirkt also kopfhebend. Der Kopf wird aber nicht nur als Ganzes beim Graben nach Art einer Schaufel und eines Spatens verwendet, sondern *Spalax* lockert hartes Substrat auch mit den Zähnen auf. Die Grabbewegung wird dabei ebenso durch die Kontraktion der Muskeln des Hinterhaupts bewirkt, die den Kopf anhebt. Der enorm verstärkte Temporalis wirkt dabei analog zu dem der Raubtiere als Feststeller des Unterkiefers in seinem Gelenk. Bei den Carnivora ist er allerdings hauptsächlich zum Bewältigen einer grossen und sich bewegenden Beute geeignet, hier befestigt er den Unterkiefer wie eine zusätzliche Extremität am Kopfe und ermöglicht so das Einsetzen der Unterkieferschneidezähne zum Graben.

Der Temporalis entspringt zum überwiegenden Teil an der Faszie, die die Kaumuskulatur bedeckt. Er ist ein gutes Beispiel eines Muskels, der die Bildung eines Jochfensters bedingt: Durch die auftretenden Zugkräfte im Bindegewebe unterbleibt die Verknöcherung und es kommt der weite Raum («Orbita») zwischen Schädel und Jochbogen zustande, der für *Spalax* charakteristisch ist. Der M. masseter ist grossflächig und stark, wie bei den meisten Nagern in zwei Schichten gegliedert, eine Pars posterior und eine P. lateralis. Letztere, wie schon der Name sagt, die oberflächliche, wird in ihrem Vorderteil durch ihre in der Fossa semilunaris ansetzende Ursprungssehne charakterisiert. Dieser Teil ist vor allem für den Vortrieb des Unterkiefers beim Nagen verantwortlich. Die P. posterior ist daneben auch beim Kauen wirksam, jedoch wird sie durch ihre annähernd senkrechte Lage auch beim Nagen sehr wesentlich. Ihre Kontraktion bringt die Hebekomponente der Nagebewegung zustande. Die Resultierende aus der Hebekomponente des inneren Teils und der Vorschubkomponente des äusseren Teils führt so zu dem nagertypischen Ausschälen eines Teilstücks aus dem Nahrungsbrocken. Der M. zygomatico-mandibularis wurde von Méhely in vier Portionen zerlegt. Mit einiger Berechtigung kann man aber nur zwei unterscheiden. Die Wirkung ist vor allem hebend, ausser genagt wird mit diesem Muskel vor allem gekaut. Die Mm. pterygoidei sind ebenfalls vorschiebend wirksam, sie sind ausserdem die Antagonisten des Masseter, auch des Zygomatico-

mandibularis. Ihre Kontraktion verursacht das Auseinanderweichen der unteren Schneidezähne beim Kämpfen und Graben. Bei diesen Tätigkeiten wird die bindegewebig-knorpelige Symphyse der Unterkieferhälften durch den starken M. transversus mandibulae nach Art einer elastischen Binde zusammengebunden, um eine Luxation zu verhindern.

Die Innervation schliesslich bietet nicht viele Besonderheiten gegen andere Säugetiere. Im ersten Augenblick ist es allerdings verwirrend, dass der Ramus mandibularis des Nervus trigeminus nicht aus einem einheitlichen Foramen austritt. Sein Ramus dorsalis tritt durch das medial und unterhalb der Fossa glenoidea gelegene Foramen masticatorium aus, der Ramus ventralis gemeinsam mit dem N. auriculo-temporalis aus dem Foramen lacerum medium (Nomenklatur nach Hill 1935). Der gemeinsame Schaft der drei erwähnten Äste des $N.V_3$ ist in die Tiefe zum Ganglion gasseri verlagert. Unter Nagetieren scheint das ein primitiver Zug zu sein. *Rattus*, der zum Vergleich präpariert wurde, zeigt die für die meisten Säugetiere typische einheitliche Wurzel des N. mandibularis.

Als Nebenergebnis dieser Untersuchungen wurde noch eine kleine Besonderheit gefunden: Ein kleiner Muskel, der, an einer Kante im Infraorbitalkanal entspringend, an der Glandula harderi ansetzt und durch seine Kontraktion ihr Sekret in die Nase presst. Dadurch wird die Nase von eingedrungenen Erdteilchen gereinigt. Dies, sowie die ausführliche Arbeit wird an anderer Stelle veröffentlicht (siehe Literatur).

Zusammenfassung

Eine kurze Übersicht über funktionell-anatomische Untersuchungen am Kopf von *Spalax leucodon* wird gegeben. Vor allem Schädel und Kaumuskulatur werden analysiert, die Besonderheiten beschrieben und die Korrelationen mit der Lebensweise des Tieres aufgezeigt.

Résumé

Un court aperçu est donné sur des recherches anatomique-fonctionelles concernant la tête du *Spalax leucodon*. Surtout, le crâne

et la musculature du trijumeau furent examinés, leurs particularités furent décrites et les corrélations indiquées avec la mode de vie de l'animal.

Summary

A short review of functional-anatomic investigations on the head of *Spalax leucodon* is given. Principally the skull and musculature of mastication were examined, their particularities described and the correlation with the animal's way of life shown.

LITERATUR

Anderson, J. 1889. *On the occurence of Spalax typhlus in Africa.* Proc. Zool. Soc. London 1889, 259-262.

Bodnár, B. 1928. *Adatok a magyar földikutya (Spalax hungaricus Nehring) anatómiájának és életmódjának ismeretehez.* Dissertation, Szeged.

Duchamp, G. 1878. *Contribution à l'anatomie du Spalax.* Revue Sci. Nat. Paris 6, 1-13.

Edgeworth, F. H. 1935. *The cranial muscles of vertebrates.* Cambridge, 493 p. (300 Text).

Ellerman, J. R. and T. C. S. Morrison-Scott. 1951. *Checklist of Palearctic and Indian Mammals*, 1758-1946. London, 410 p.

Festetics, A. 1964. *Beiträge zur Ethologie, Ökologie und geographischen Verbreitung von Spalax leucodon.* Dissertation am I. Zoologischen Institut der Universität Wien. In verschiedenen Teilen im Druck.

Fiedler, W. 1953. *Die Kaumuskulatur der Insectivora.* Acta anatomica Basel-New York 18, 101-175.

Gambarjan, P. P. 1953. *Adaptiwnye osobennosti perednich konetschnostej slepza (Spalax leucodon nehringi Satunin) (Die adaptive Umformung der Vorderextremität der Blindmaus (Spalax leucodon nehringi Satunin) zur aktiven Stütze).* Materiali pro isutscheniju fauni Armiansskoi SSR 1, 67-125. (Materialien zur Kenntnis der Fauna der Armen. SSR. 1, 67-125.)

Hill, J. E. 1935. *The cranial foramina in rodents.* J. Mammal. 16: 121-129.

Krapp, F. *Melkmuskeln an der Harder'schen Drüse von Spalax leucodon (Nordmann, 1840) (Rodentia, Mammalia).* Zool. Anz. (im Druck).

— *Schädel und Kaumuskulatur von Spalax leucodon (Nordmann, 1840) (Rodentia, Mammalia).* Z. wiss. Zool. (im Druck).

Méhely, L. (1910) 1913 und (1911) 1913. *Species generis Spalax. Die Arten der Blindmäuse in phylogenetischer und systematischer Beziehung.* Math. Naturwiss. Ber. Ungarn, Leipzig und Wien, 28, 1-390; 29, 32 Taf.

Tullberg, T. 1899. *Über das System der Nagethiere.* Nova Acta Reg. Soc. Sci. Uppsalensis, Ser. 3, 18, 1-514.

N° 24. **G. Lampel,** Freiburg. — Die Erscheinungsformen des Blattlaus-Generations- und Wirtswechsels *(Homoptera, Aphidoidea).* [1] (Mit 1 Textabbildung.)

Zoologisch-vergl.-anatomisches Institut der Universität Freiburg.

Die rezenten Vertreter der Blattläuse zeigen hinsichtlich ihres fortpflanzungsbiologischen Verhaltens die mannigfaltigsten Erscheinungen, die man samt und sonders als abgeleitet betrachten darf. Der ursprüngliche Zustand, der nach Mordwilko (1928) ein reiner Gonochorismus war, bei dem nur geflügelte Männchen und der Begattung bedürfende, geflügelte Weibchen auftraten, ist heute nirgends mehr vorhanden. Er ist im Verlaufe der Phylogenese zunächst durch einen Generationswechsel, und zwar durch eine Heterogonie, ersetzt worden, indem ein Teil der Generationen, die während einer Saison auftreten, zur parthenogenetischen, eingeschlechtlichen Fortpflanzung übergingen. Als Ursache hierfür dürfen wir das reichliche Nahrungsangebot dieser Pflanzensäftesauger ansehen. Die bisexuelle Fortpflanzung wurde schliesslich auf eine einzige Generation des Jahreszyklus beschränkt, welche das befruchtete sogenannte «Winterei» produziert, das als Resistenzform zum Überstehen der kalten Jahreszeit in den gemässigten Breiten bestimmt ist. (Eine Ausnahme hiervon ist das befruchtete Ei der *Adelgidae* oder Tannenläuse, aus welchem bereits im Herbst die Junglarve schlüpft.)

Als den einfachsten Modellfall eines Generationswechsels bei den Blattläusen dürfen wir die an Eichen lebende Zwerglaus *Acanthochermes quercus* Kollar 1848 ansehen. Hier wechseln sich eine

[1] In Kürze wird eine ausführliche Behandlung des Blattlaus-Generationswechsels in Buchform erscheinen.